

# 哈茨木霉 T9131 鉴定及其拮抗病原菌和诱导黄芪抗病的作 用分析

牛景萍<sup>1</sup>, 燕翔<sup>1</sup>, 白雨果<sup>1</sup>, 李婉迪<sup>1</sup>, 石志勇<sup>1</sup>,  
梁建萍<sup>1, 2\*</sup>, 李玉芳<sup>3</sup>, 李飏<sup>3</sup>, 赵祥<sup>4</sup>

(1. 山西农业大学 生命科学学院, 山西 太谷 030801; 2. 山西农业大学 中兽医现代化学山西省重点实验室, 山西 太谷 030801; 3. 浑源县现代农业发展中心, 山西 浑源 037400; 4. 山西北岳神耆生物科技股份有限公司, 山西 浑源 037400)

**摘要:** 木霉是土壤和植物根系中常见的真菌, 在农业生物防治中起重要作用。为探究木霉在黄芪抗根腐病中的作用, 该研究从黄芪根腐病病根中分离鉴定木霉并研究其对病原菌的拮抗作用和对黄芪抗病生理指标的影响。通过形态学观察、ITS 序列和 *tefl* 序列分析确定木霉类型; 利用平板对峙试验分析分离木霉对腐皮镰刀菌的拮抗作用; 测定黄芪生理指标过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD)、苯丙氨酸解氨酶 (PAL)、过氧化物酶 (POD) 和脯氨酸 (Pro) 来明确分离木霉在诱导黄芪抗病中的作用。结果表明: (1) 从黄芪病根中分离鉴定的木霉为哈茨木霉, 命名为 T9131。(2) 哈茨木霉 T9131 与腐皮镰刀菌 HYFS-1 平板对峙 6 d 时 T9131 对 HYFS-1 的抑制率为  $72\% \pm 1\%$ 。(3) 与只接种腐皮镰刀菌 HYFS-1 相比, 当 HYFS-1 侵染 0 h 时, T9131 显著提高 SOD 活性; 当 HYFS-1 侵染 24 h 时, T9131 显著提高 SOD、POD 活性和 Pro 含量; 当 HYFS-1 侵染 48 h 时, T9131 显著提高 POD、PAL 活性和 Pro 含量。综上认为, 哈茨木霉 T9131 可以通过直接抑制病原菌 HYFS-1 生长和诱导黄芪抗病生理指标 SOD、POD、PAL 活性和 Pro 含量来防治黄芪根腐病, 为进一步探究哈茨木霉的生防作用和黄芪抗根腐病中的作用机理奠定基础。

**关键词:** 黄芪根腐病, 哈茨木霉, 腐皮镰刀菌, 拮抗作用, 生理指标测定

**中图分类号:** Q945.8

**文献标识码:** A

## Identification of *Trichoderma harzianum* T9131 and analysis of its effect on against pathogen and disease resistance of *Astragalus membranaceus*

NIU Jingping<sup>1</sup>, YAN Xiang<sup>1</sup>, BAI Yuguo<sup>1</sup>, LI Wandi<sup>1</sup>, SHI Zhiyong<sup>1</sup>, LIANG Jianping<sup>1,2\*</sup>,  
LI Yufang<sup>3</sup>, LI Biao<sup>3</sup>, ZHAO Xiang<sup>4</sup>

(1. College of Life Sciences, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; 2. Shanxi Key Laboratory of Chinese Veterinary Medicine Modernization, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; 3. Hunyuan County Modern Agricultural Development Center, Hunyuan 037400, Shanxi, China; 4. Shanxi Beiyue Biological Technology Co., Ltd, Hunyuan 037400, Shanxi, China)

**Abstract:** The fungus *Trichoderma* spp. is ubiquitously detectable in soil and plant roots, and it

**基金项目:** 山西省现代农业中药材产业技术体系专项 (2025 年); 2023 年度山西省科技成果转化引导专项 (202304021301059); 山西省基础研究计划资助项目 (20210302124371); 2022 年恒山黄芪产业研究院项目 (XDHZHQY2022-04); 山西农业大学科技创新基金项目 (2018YJ29)。

**第一作者:** 牛景萍 (1989—), 博士, 讲师, 主要从事植物抗病研究工作, niujingping@sxau.edu.cn。

**\*通信作者:** 梁建萍, 博士, 教授, 主要从事中药材生态种植与分子育种研究工作, liangjp@sxau.edu.cn。

plays a crucial role in the biological control of agriculture. To explore the influence of *Trichoderma* spp. on the resistance of *Astragalus membranaceus* to root rot, the aim of this study is to isolate and identify type of *Trichoderma* from *Astragalus membranaceus* root rot, and subsequently investigate its antagonistic confrontation on pathogen and analyze its effect on change of resistance physiological indexes of *Astragalus membranaceus*. The type of *Trichoderma* was determined through morphological characteristics, ITS and *tef1* sequence analysis. The antagonistic confrontation of *Trichoderma* isolate against *Fusarium solani* HYFS-1 was analyzed by plate confrontation assay. To determine the role of *Trichoderma* isolate in inducing the resistance of *Astragalus membranaceus*, the physiological indexes such as catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), phenylalanine ammonia-lyase (PAL), peroxidase (POD) and proline (Pro) were determined. The results were as follows: (1) The *Trichoderma* type from *Astragalus membranaceus* root rot was identified as *Trichoderma harzianum* and named T9131. (2) The inhibition rate of *Trichoderma harzianum* T9131 against *Fusarium solani* HYFS-1 reached 72%  $\pm$  1% after 6 days of two confrontation. (3) Compared to HYFS-1 alone, T9131 significantly enhanced SOD activity at 0h after HYFS-1 infection. At the 24h infection, T9131 markedly increased SOD activity, POD activity, and Pro content. By the 48h infection, T9131 significantly elevated POD, PAL activity, and Pro content. To sum up, *Trichoderma harzianum* T9131 can control *Astragalus membranaceus* root rot by directly inhibiting the growth of HYFS-1 and could enhance SOD, POD, PAL activities and Pro content of *Astragalus membranaceus* under *Fusarium solani* HYFS-1 stress. This research will lay the foundation for exploring the mechanism of *Trichoderma harzianum* against *Astragalus membranaceus* root rot.

**Key words:** *Astragalus membranaceus* root rot, *Trichoderma harzianum*, *Fusarium solani*, antagonistic confrontation, physiological indexes determination

黄芪 (*Astragalus membranaceus*) 是豆科多年生草本植物, 分为膜荚黄芪 (*A. membranaceus*) 或蒙古黄芪 (*A. membranaceus* var. *mongholicus*) 两大类, 以根入药, 是药用价值很高的中药材 (任小霞等, 2016)。但黄芪根腐病已成为严重制约黄芪产业发展的重要因素 (马莹莹等, 2019)。黄芪根腐病防治措施主要有农业防治和化学防治, 但农业防治如轮作等实施困难, 化学防治容易引起农药残留造成环境污染 (任小霞等, 2016; 高芬等, 2019)。生物防治剂作为传统化学农药的环保替代品, 在病害管理中得到了突出的应用 (Singh et al., 2023)。山西大同浑源县作为黄芪的主产区, 目前筛选出的黄芪根腐病生防菌主要以细菌为主, 包括芽孢杆菌 (*Bacillus*) G10 (任小霞等, 2016)、萎缩芽孢杆菌 (*Bacillus atrophaeus*) R88 (高芬等, 2019) 和贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) C44 (马红珍, 2023)。而生防真菌的筛选报道较少。

木霉菌 (*Trichoderma* spp.) 是自然界中分布较广的生防真菌, 类型已超 370 种, 其中哈茨木霉 (*Trichoderma harzianum*) 因其有能力防治各种各样的农作物病原微生物获得广泛关注 (Singh 等, 2023)。哈茨木霉常见于温带气候, 存在于土壤、其他真菌、腐烂植物和植物体内 (Guzman-Guzman et al., 2023)。它作为一种生物防治剂, 主要通过竞争、抗生和诱导植物防御反应来有效抑制植物病原体 (Braun et al., 2018; Guzman-Guzman et al., 2023)。有研究已表明哈茨木霉 EMF910 能抑制宁夏盐碱地区黄芪根腐病致病菌生长和降低黄芪发病率 (张晓尘等, 2024); 本课题组前期研究表明哈茨木霉 T9131 能显著提高黄芪对大同浑源县致病菌 HYFS-1 的抗性 (Niu et al., 2024), 但哈茨木霉 T9131 的鉴定还未报道。此外, 生物防治剂诱导植物对病原体的防御机制是实现植物保护的新途径 (Singh et al., 2014; Niu et al., 2024)。哈茨木霉 T9131 已被报道通过初期诱导黄芪  $H_2O_2$  含量的增加和后期降低  $H_2O_2$  含量来抵制 HYFS-1 侵染 (Niu et al., 2024)。 $H_2O_2$  是一种重要的活性氧 (reactive oxygen

species, ROS), ROS 的积累会促进细胞程序性死亡 (programmed cell death, PCD) 进而限制病原菌的侵染 (Sehrish et al., 2020), 但 ROS 的过度积累会对植物造成损伤 (Singh et al., 2023), 所以必须严格调控 ROS 的产生与清除。超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和过氧化氢酶 (catalase, CAT) 能调控 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的含量的变化 (Sharma et al., 2012)。脯氨酸 (proline, Pro) 也可以作为抗氧化剂调控 ROS 的平衡 (Gratao et al., 2012; Sarker et al., 2018), 并能被木霉诱导积累 (Batool et al., 2020; 张林等, 2023; 廉华等, 2023)。哈茨木霉 T9131 是否通过 SOD、POD、CAT 和 Pro 来调控 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量有待研究。前期研究还发现从黄芪中提取的总黄酮对腐皮镰刀菌 HYFS-1 有显著抑制作用 (牛景萍等, 2023)。苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonlyase, PAL) 为黄酮类物质合成的关键酶, 在植物抵御各种非生物胁迫和生物胁迫中起重要作用 (Macdonald et al., 2007)。PAL 是否参与哈茨木霉 T9131 诱导黄芪抗病有待研究。

生物防治真菌主要通过抑制病原菌生长和促进植物的抗性来防治植物病害 (Shoresh et al., 2010)。尽管前期研究表明 T9131 能诱导黄芪对 HYFS-1 的抗性, 但在大同浑源县根腐病防治中生防真菌鉴定及其抑菌能力和诱导植物抗病酶活等生理指标未见相关报道。本研究以鉴定大同浑源县黄芪根腐病生防真菌为目标, 采用形态学观察、分子鉴定、平板对峙以及黄芪生理指标测定等方法, 拟探讨以下问题: (1) 确定生防真菌类型; (2) 明确生防真菌对黄芪根腐病的防治作用; (3) 解析生防真菌诱导黄芪抗病生理生化机制。以期为大同浑源县黄芪根腐病的防治提供理论基础。

# 1 材料与方法

## 1.1 材料

木霉分离使用的黄芪根腐病病株于 2021 年取自山西大同浑源县; 黄芪致病菌腐皮镰刀菌 *Fusarium solani* HYFS-1 由实验室分离保存备用; 用于生理指标检测的感病黄芪材料为蒙古黄芪。

## 1.2 方法

### 1.2.1 木霉形态学鉴定

木霉分离及纯化与牛景萍等 (2023) 方法一致。将木霉在 PDA 培养基上培养 6~7 d, 观察其菌落特征和分生孢子, 分生孢子的观察用荧光显微镜 (Leica DM6B) 进行。参考 Chaverri 等 (2015) 和杨合同 (2009) 进行木霉形态学鉴定。

### 1.2.2 木霉分子鉴定

取生长 4~5 d 的木霉菌丝, 利用真菌基因组 DNA 抽提试剂盒 (生工生物工程(上海)股份有限公司) 进行 DNA 提取, 分别利用真菌鉴定引物 ITS1/ ITS4 和 EF1-728F/ teflrev (表 1) 进行 PCR 扩增 (牛景萍等, 2023)。扩增产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳验证后送生工生物工程股份有限公司进行测序, 测序结果结合刘青等 (2019) 和 Sadfi-Zouaoui 等 (2009) 序列信息利用 MEGA 7.0 软件邻接法 (neighbor-joining) (bootstrap 设为 1 000) 构建系统发育树。

表 1 ITS 序列扩增引物

Table 1 Primers used for amplification of ITS sequences

引物名称	引物序列 (5'-3')
Primer name	Primer Sequence (5' to 3')
ITS1	TCCGTAGGTGAACCTGCGG
ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC
EF1-728F	CATCGAGAAGTTCGAGAAGG
teflrev	GCCATCCTTGAGACCAGC

### 1.2.3 哈茨木霉与腐皮镰刀菌的对峙培养

在含有 PDA 培养基的 90 mm 培养皿中，分别在距离培养皿两端约 20 mm 处分别放置 6 mm 哈茨木霉 T9131 和 HYFS-1 菌饼，以只接种 HYFS-1 为对照，每组三个重复，均放置于 27 °C 培养 6 d，每天测量 HYFS-1 生长半径并计算抑菌率（马文旭等，2021），抑菌率（%）=（对照处理菌落半径-处理组菌落半径）/对照处理菌落半径×100。

#### 1.2.4 哈茨木霉孢子悬浮液的培养

哈茨木霉 T9131 在平板上生长 7 d 后，每个平板加入 5 mL 蒸馏水，用移液枪反复吹打，将获得的孢子悬浮液收集在离心管中，将孢子悬浮液稀释 100 倍，充分摇匀，吸 6  $\mu$ L 加到 Watson 177-212C 型血球计数板上放在显微镜下进行计数，最终获得孢子悬浮液浓度为每毫升  $1\times 10^8$  个。

#### 1.2.5 生理指标测定

选取饱满完整的蒙古黄芪种子种植于外口径为 14 cm 的花盆中（营养土与蛭石比例为 1:2），每盆种植 20 粒左右。将其放置于 25 °C、16 h 光照/8 h 黑暗的光照培养箱中生长，待黄芪生长到 4~5 叶期，处理组每盆用 150 mL 哈茨木霉 T9131（T）孢子悬浮液进行灌根，以灌根 150 mL 纯水为对照。灌根处理 48 h 后，利用下胚轴接种法（牛景萍等，2023）对所有黄芪接种生长 5 d 的 HYFS-1（H），分别在接种 HYFS-1 后 0、24、48 h 时取根进行生理指标 PAL、POD、SOD、CAT 和 Pro 测定，每个生理指标重复 3 次。生理指标测定分别采用生工生物工程(上海)股份有限公司的 PAL 活性检测（D799599-0050）、POD 活性检测（D799591-0050）、SOD 活性检测（D799593-0050）、CAT 活性检测（D799597-0050）、Pro 活性检测（D799575-0050）试剂盒完成。

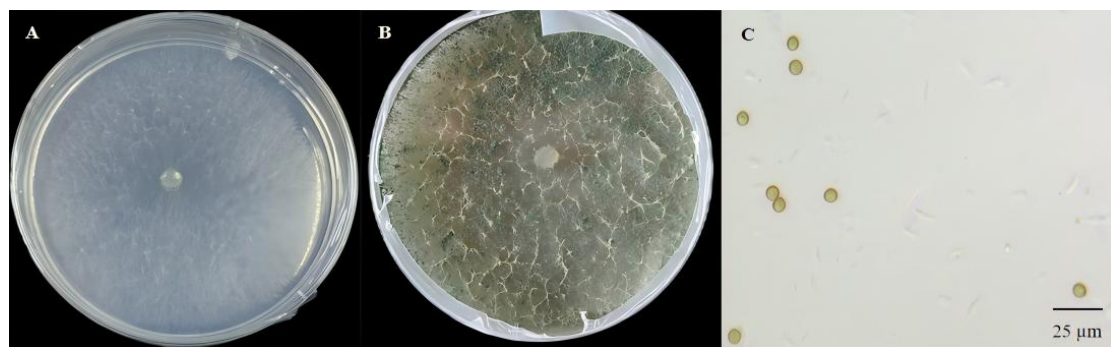
#### 1.2.6 数据处理

利用 WPS Office Excel 对实验数据进行计算。采用 GraphPad Prism 9 软件绘制了柱状图。使用 SPSS 23 软件对数据进行显著性差异分析，设置  $P < 0.05$  为显著性水平。

## 2 结果与分析

### 2.1 木霉形态学鉴定

前期对黄芪病株进行病原菌分离纯化共获得 5 个真菌分离物（牛景萍等，2023），其中一个分离真菌在 PDA 培养基上迅速生长，初期菌落和菌丝均为白色，菌丝呈絮状（图 1: A）；后期菌落变为绿色（图 1: B）。分生孢子形状为圆形或卵圆形，边缘光滑，颜色为绿色（图 1: C），大小为  $(3.6 \sim 5.4) \mu\text{m} \times (3.2 \sim 5.1) \mu\text{m}$ 。该木霉形态特征与哈茨木霉形态特征基本一致。



A. PDA 培养基上生长 3 d 的菌落形态；B. PDA 培养基上生长 7 d 的菌落形态；C. 分生孢子。

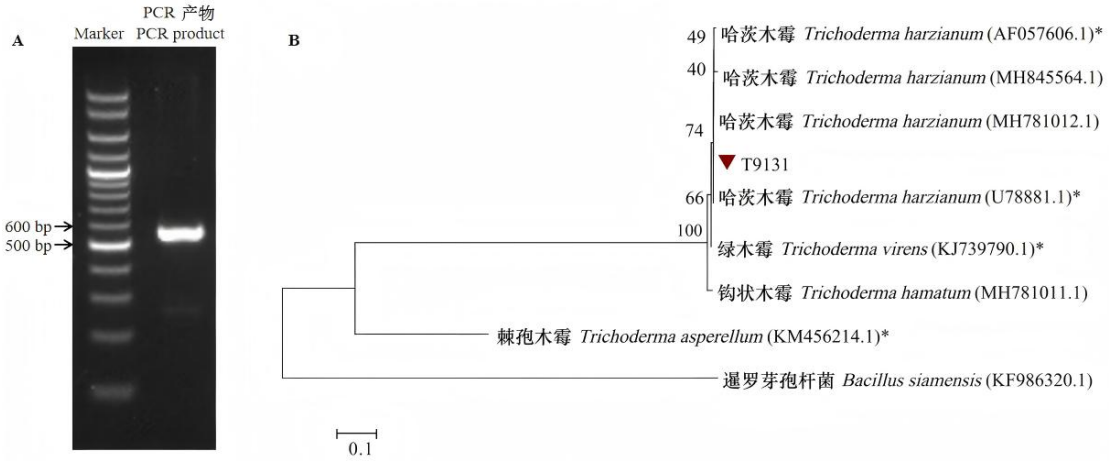
A. Colony morphology on PDA medium for 3 d; B. Colony morphology on PDA medium for 7 d; C. Conidia.

图 1 分离菌株的形态学特征

Fig.1 Morphological characteristics of isolated strain

### 2.2 木霉分子鉴定

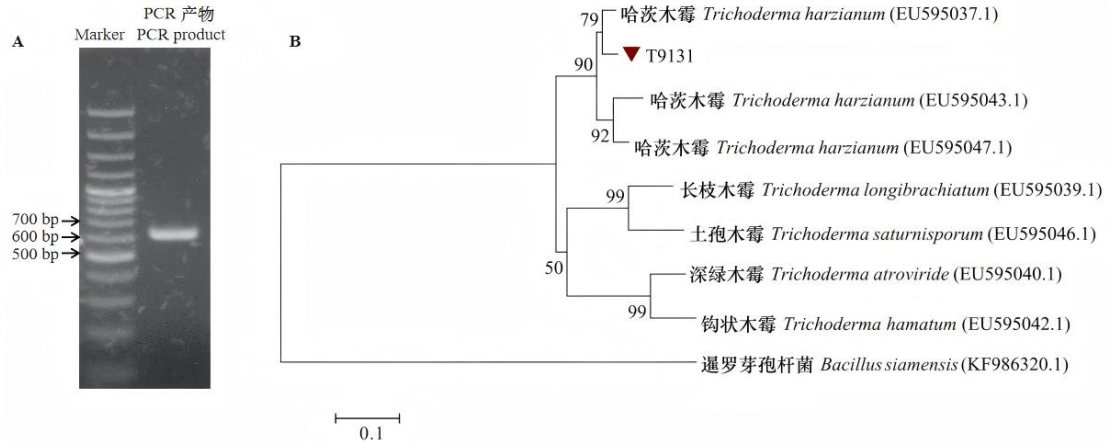
利用真菌鉴定引物进行木霉 ITS 序列（GenBank: PQ465589）和 *tef1* 序列（GenBank: PQ490419）PCR 扩增，ITS1 和 ITS4 扩增测序结果表明 ITS 序列片段大小为 595 bp（图 2：A），EF1-728F 和 *tef1*rev 扩增测序片段大小为 626 bp（图 3：A）；对两条序列分别构建系统发育进化树，以暹罗芽孢杆菌(*Bacillus siamensis*)为外群，结果表明两条扩增序列与哈茨木霉的同源性最高（图 2：B；图 3：B），结合形态特征，鉴定该分离菌株为哈茨木霉，命名为 T9131。



A. 扩增产物琼脂糖凝胶电泳；B. 扩增序列进化树分析；\*表示模式菌株。  
A. Agarose gel electrophoresis for amplification product; B. Phylogenetic tree of amplification sequences; \* indicates the reference strains.

图 2 哈茨木霉 ITS1 和 ITS4 引物分子鉴定

Fig.2 Molecular identification of ITS1 and ITS4 primers for *Trichoderma harzianum*



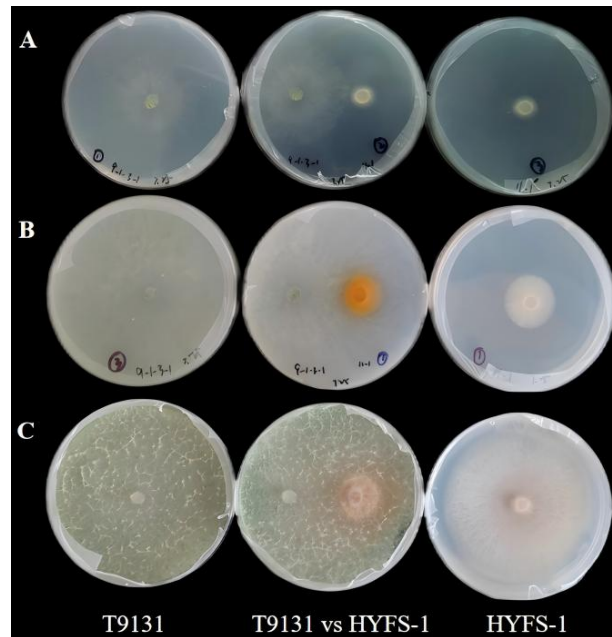
A. 扩增产物琼脂糖凝胶电泳；B. 扩增序列进化树分析。  
A. Agarose gel electrophoresis for amplification product; B. Phylogenetic tree of amplification sequences.

图 3 哈茨木霉 EF1-728F 和 *tef1*rev 引物分子鉴定

Fig.3 Molecular identification of EF1-728F and *tef1*rev primers for *Trichoderma harzianum*

### 2.3 哈茨木霉对腐皮镰刀菌的拮抗作用

为了研究哈茨木霉 T9131 对腐皮镰刀菌 HYFS-1 的抑制，对二者进行对峙试验，结果表明 T9131 生长迅速，培养 1 d 后二者相遇（图 4：A）；培养 2 d T9131 产生绿色孢子，开始向 HYFS-1 蔓延，同时发现 HYFS-1 产生了橘黄色的色素（图 4：B）；3 d 后 T9131 覆盖整个 HYFS-1，HYFS-1 停止生长，3 d 的抑制率为  $47\% \pm 1\%$ ；6 d 的抑制率为  $72\% \pm 1\%$ （图 4：C）。



A. 对峙 1 d; B. 对峙 2 d; C. 对峙 6 d。

A. Confrontation for 1 d; B. Confrontation for 2 d; C. Confrontation for 6 d.

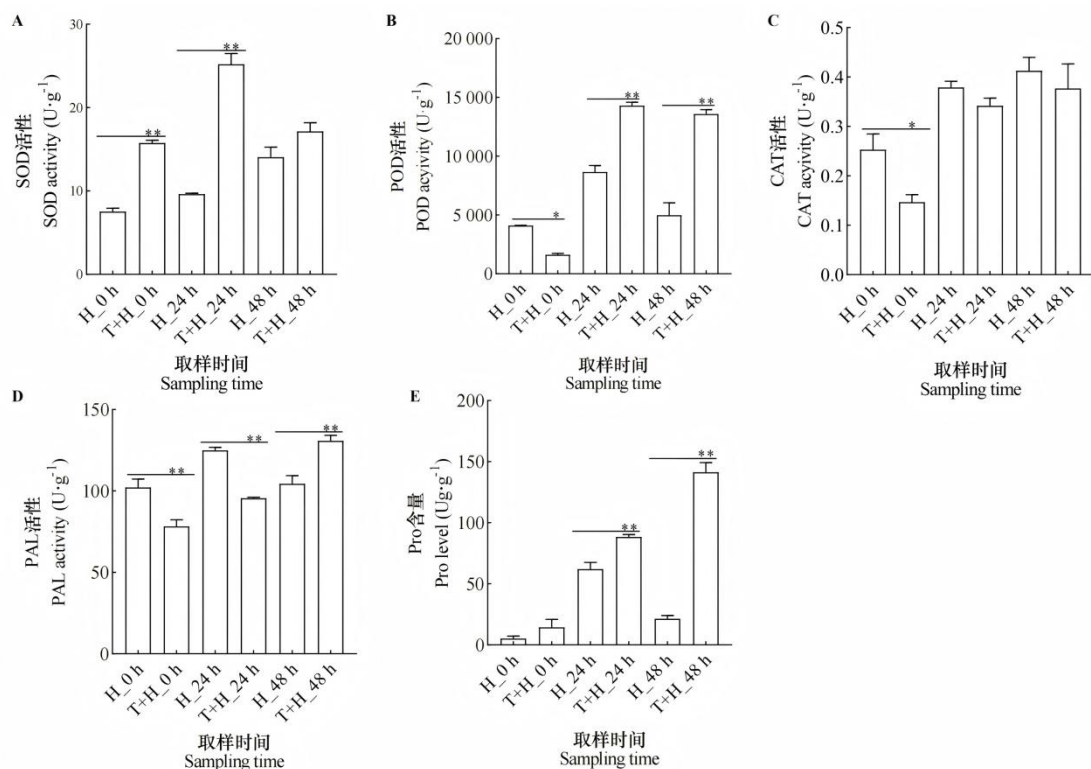
图 4 哈茨木霉 T9131 和腐皮镰刀菌 HYFS-1 平板对峙实验

Fig.4 A plate confrontation experiment of *Trichoderma harzianum* T9131 and *Fusarium solani* HYFS-1

## 2.4 哈茨木霉诱导黄芪抗病生理指标测定

在前期研究中发现腐皮镰刀菌 HYFS-1 侵染黄芪 48 h 后黄芪开始萎蔫(牛景萍等, 2023), 用哈茨木霉 T9131 灌根处理黄芪后再接种 HYFS-1 可缓解黄芪的萎蔫程度(Niu et al., 2024), 为了研究 T9131 在黄芪抗病中的作用, 测定了生理指标 SOD (图 5: A)、POD (图 5: B)、CAT (图 5: C)、PAL (图 5: D) 和 Pro (图 5: E)。结果表明, 与 H\_0 h 相比, POD、CAT 和 PAL 在 T+H\_0 h 活性显著下调, SOD 活性显著上调, Pro 含量上调; 与 H\_24 h 相比, SOD、POD 和 Pro 在 T+H\_24 h 显著上调, CAT 无显著变化, PAL 显著下调; 与 H\_48 h 相比, POD、PAL 和 Pro 在 T+H\_48 h 显著上调, SOD 上调, CAT 无显著变化 (图 5)。说明哈茨木霉 T9131 主要诱导 POD、SOD、PAL 活性和 Pro 含量。





\*表示有显著性差异 ( $P < 0.05$ ) ; \*\*表示二者极显著性差异 ( $P < 0.01$ ) 。

\* indicates significant differences ( $P < 0.05$ ) ; \*\* indicates extremely significant differences ( $P < 0.01$ ) .

图 5 哈茨木霉 T9131 诱导黄芪根酶活性及 Pro 含量

Fig.5 Root enzyme activity and Pro content of *Astragalus membranaceus* induced by *Trichoderma harzianum* T9131

### 3 讨论与结论

腐皮镰刀菌 (*Fusarium solani*) 是黄芪根腐病主要致病菌之一, 已在黄芪种植区如山西 (任小霞等, 2016; 牛景萍等, 2023)、青海 (马桂花等, 2022)、甘肃陇西 (牛世全等, 2016)、甘肃渭源 (陈健等, 2020) 和宁夏吴忠 (张晓尘等, 2024) 等地被分离鉴定。其中宁夏吴忠分离的腐皮镰刀菌 X12 能被哈茨木霉 EMF910 抑制生长, 本研究表明大同浑源县分离的哈茨木霉 T9131 也能抑制腐皮镰刀菌 HYFS-1 的生长, 说明哈茨木霉对黄芪致病菌腐皮镰刀菌的防治具有潜在价值。黄芪根腐病为土传病害 (牛景萍等, 2023), 哈茨木霉 EMF910 分离自土壤中 (张晓尘等, 2024), 而本研究中哈茨木霉 T9131 分离至黄芪病根中, 据报道哈茨木霉可以存在于腐烂根中或作为植物内生菌存在 (Guzman-Guzman et al., 2023), T9131 是否为黄芪内生菌有待进一步研究。

在病原菌的胁迫下, 木霉菌可以诱导植物防御酶活性 (庞丽等, 2023)。在立枯丝核菌胁迫下, 哈茨木霉 NBRI-1055 能提高向日葵 SOD 和 CAT 活性 (Singh et al., 2011); 在禾谷镰刀菌 PH-1 胁迫下, 哈茨木霉 T-aloe 显著提高小麦 POD 和 CAT 活性 (庞丽等, 2023); 在尖孢镰刀菌 Fol 胁迫下, 哈茨木霉 Th 显著提高番茄的 SOD、POD、CAT 和 PAL 活性 (Zehra et al., 2023); 本研究表明在 HYFS-1 胁迫下, 哈茨木霉 T9131 显著提高 SOD、POD 和 PAL 活性, 与前人研究结果一致。据报道, SOD 和 POD 活性还与 Pro 的积累成正相关 (韩晓玲, 2006), Pro 能受木霉诱导积累 (Batool et al., 2020), 本研究结果表明在 HYFS-1 胁迫下, T9131 存在下 Pro 含量整体高于对照, 说明 T9131 可能通过诱导 Pro 积累进而提高 SOD 和 POD 活性。在氧化防御过程中, SOD 能将  $O_2^{\cdot-}$  分解成  $H_2O_2$ ,  $H_2O_2$  可以被 POD 和 CAT 分解

成水和  $O_2$  (Sharma et al., 2012), 本研究中 T9131 诱导的 SOD 和 POD 活性变化与 T9131 诱导的  $H_2O_2$  含量变化 (Niu et al., 2024) 趋势基本一致, 说明 SOD 和 POD 可能参与调控  $H_2O_2$  的平衡。此外, Pro 被表明能通过自身积累提高 SOD 和 POD 活性进而清除 ROS (焦蓉, 2011), 推测在腐皮镰刀菌 HYFS-1 胁迫下, 哈茨木霉 T9131 可能先诱导 Pro 的积累, 然后 Pro 的积累提高 SOD 和 POD 活性, SOD 和 POD 调控  $H_2O_2$  的含量从而提高了黄芪对 HYFS-1 的抗性 (图 6)。

综上所述, 从大同浑源县病根中鉴定的生防真菌为哈茨木霉 T9131, 哈茨木霉 T9131 能直接抑制黄芪致病菌腐皮镰刀 HYFS-1 的生长, 同时, 哈茨木霉 T9131 通过诱导黄芪 SOD、POD、PAL 和 Pro 等生理指标提高了黄芪对腐皮镰刀菌的抗性。以上研究能为哈茨木霉作为生防菌提供理论基础。

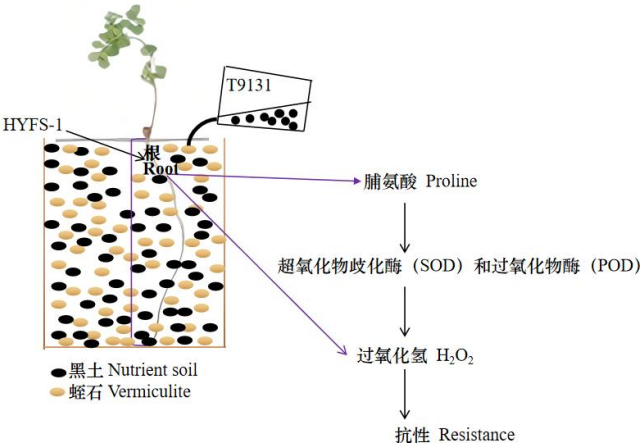


图 6 腐皮镰刀菌 HYFS-1 胁迫下哈茨木霉 T9131 诱导抗病的模型

Fig.6 A model of *Trichoderma harzianum* T9131 inducing resistance under *Fusarium solani* HYFS-1 stress

参考文献:

BATOOL R, UMER MJ, WANG Y, et al., 2020. Synergistic effect of *Beauveria bassiana* and *Trichoderma asperellum* to induce maize (*Zea mays* L.) defense against the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera, Crambidae) and larval immune response[J]. International Journal of Molecular Sciences, 21(21): 8215-8244.

BRAUN H, WOITSCH L, HETZER B, et al., 2018. *Trichoderma harzianum*: Inhibition of mycotoxin producing fungi and toxin biosynthesis[J]. International Journal of Food Microbiology, 280: 10-16.

CHAVERRI P, BRANCO RF, JAKLITSCH W, et al., 2015. Systematics of the *Trichoderma harzianum* species complex and the re-identification of commercial biocontrol strains[J]. Mycologia, 107(3): 558-590.

CHEN J, SUN XC, ZHAO QF, 2020. Identification of pathogens causing root rot of *Astragalus membranaceus*[J]. Gansu Agricultural Science and Technology (10): 21-27.[陈健, 孙旭春, 赵庆芳, 2020. 渭源县黄芪根腐病病原菌的分离与鉴定[J]. 甘肃农业科技 (10): 21-27.]

HAN XL, 2006. In vitro selection of L-hydroxyproline resistant variants of *Coronilla varia* L. and studies on their salt tolerance[D]. Xi'an: Northwest university :1-97. [韩晓玲, 2006. 小冠花抗 L-羟基脯氨酸(Hyp)变异系离体筛选及其耐盐性研究[D]. 西安: 西北大学: 1-97.]

GAO F, ZHAO XX, YAN H, et al., 2019. Screening and identification of antagonistic *Bacillus* against *Astragalus membranaceus* root rot and its effect on microorganism community in root zone soil[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 44(18): 3942-3947. [高芬, 赵晓



- 霞, 闫欢, 等, 2019. 黄芪根腐病拮抗芽孢杆菌的筛选鉴定及其对根围细菌群落的影响[J]. 中国中药杂志, 44(18): 3942-3947.]
- GRATAO PL, MONTEIRO CC, CARVALHO RF, et al., 2012. Biochemical dissection of diageotropica and never ripe tomato mutants to Cd-stressful conditions[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 56: 79-96.
- GUZMAN-GUZMAN P, KUMAR A, SANTOS-VILLALOBOS SDL, et al., 2023. Trichoderma species: Our best fungal allies in the biocontrol of plant diseases — A review[J]. Plants, 12(3): 432-467.
- JIAO R, LIU HB, LIU GS, et al., 2011. Discussion of accumulation of proline and its relationship with osmotic stress tolerance of plants[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 27(7): 216-221. [焦蓉, 刘好宝, 刘贯山, 等, 2011. 论脯氨酸累积与植物抗渗透胁迫[J]. 中国农学通报, 27(7): 216-221.]
- LIAN H, CHEN YR, LI M, et al., 2023. Effects of *Trichoderma* on physiological characteristics of sunflower seedlings and control efficacy against *Sclerotinia Sclerotiorum*[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 41(1): 169-177. [廉华, 陈玉蓉, 李梅, 等, 2023. 木霉菌对向日葵幼苗生理特性及菌核病防治效果的影响[J]. 干旱地区农业研究, 41(1): 169-177.]
- LIU Q, LI S, LIANG CK, et al., 2019. Isolation and identification of *Trichoderma* spp. against *Phytophthora capsici*[J]. Microbiology China, 46(4):741-751. [刘青, 李升, 梁才康, 等, 2019. 贵州地区木霉菌分离鉴定及对辣椒疫霉的拮抗作用[J]. 微生物学通报, 46(4): 741-751.]
- MACDONALD MJ, DCUNHA GB, 2007. A modern view of phenylalanine ammonialyase[J]. Biochemistry and Cell Biology, 85 (3): 273-282.
- MA GH, DUAN XM, XU WH, et al., 2022. Identification and laboratory screening of chemical agents of root rot pathogens of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus*[J]. Acta agrestia Sinica, 30(5): 1122-1130. [马桂花, 段晓明, 徐文华, 等, 2022. 蒙古黄芪根腐病病原鉴定及防治药剂室内筛选[J]. 草地学报, 30(5): 1122-1130.]
- MA HZ, 2023. Screening of antagonistic bacteria against root rot of *Astragalus membranaceus* and control effect research [D]. Jinzhong: Shanxi Agricultural University: 1-68. [马红珍, 2023. 黄芪根腐病拮抗菌的筛选及防治效果研究[D]. 晋中: 山西农业大学: 1-68.]
- MA WX, CHEN RN, LIU XY, et al., 2021. Screening of biocontrol bacteria against sorghum *Fusarium* wilt[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 39(3): 237-244. [马文旭, 陈如男, 刘新宇, 等, 2021. 高粱枯萎病生防菌株筛选研究[J]. 干旱地区农业研究, 39(3): 237-244.]
- MA YY, GUAN YM, WANG QX, et al., 2019. Research progress on main diseases and control measures of *Astragalus membranaceus*[J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 41(4): 101-107. [马莹莹, 关一鸣, 王秋霞, 等, 2019. 黄芪主要病害及防治措施研究进展[J]. 特产研究, 41(4): 101-107.]
- NIU JP, YAN X, SHI ZY, et al., 2023. Isolation and identification of pathogens causing *Astragalus membranaceus* root rot and analysis of its inhibition effects[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 51(6): 690-695. [牛景萍, 燕翔, 石志勇, 等, 2023. 黄芪根腐病病原菌的分离鉴定及其抑制作用分析[J]. 山西农业科学, 51(6): 690-695.]
- NIU JP, YAN X, BAI YG, et al., 2024. Integration of transcriptomics and WGCNA to characterize *Trichoderma harzianum*-induced systemic resistance in *Astragalus mongholicus* for defense against *Fusarium solani* [J]. Genes, 15(9): 1180.

- NIU SQ, GENG H, YAN WR, et al., 2016. Screening and identification of actinomycetes on *Astragalus membranaceus* root rot and optimization of fermentation conditions[J]. Journal of Plant Protection, 43(6): 943-950.[牛世全, 耿晖, 阎薇如, 等, 2016. 黄芪根腐病生防放线菌筛选鉴定及其优化培养[J]. 植物保护学报, 43(6): 943-950.]
- PANG L, SONG HY, WANG CD, et al., 2023. Potential of *Trichoderma harzianum* T-aloe to control wheat scab and optimization of fermentation conditions[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 51(23): 132-140. [庞丽, 宋昊跃, 王春迪, 等, 2023. 哈茨木霉 T-aloe 防治小麦赤霉病潜能及发酵条件优化[J]. 江苏农业科学, 51(23): 132-140.]
- REN XX, QIN XM, WANG ML, et al., 2016. Identification of dominant pathogen causing root rot disease in *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* of Shanxi Province and screening of antagonistic microorganism[J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 39(10): 2173-2177. [任小霞, 秦雪梅, 王梦亮, 等, 2016. 山西黄芪根腐病优势病原菌鉴定及其拮抗菌的多重筛选[J]. 中药材, 39(10): 2173-2177.]
- SADFI-ZOUAOU N, HANNACHI I, ROUAISSI M, et al., 2009. Biodiversity of *Trichoderma* strains in Tunisia[J]. Canadian Journal of Microbiology, 55(2): 154-162.
- SARKER U, OBA S, 2018. Catalase, superoxide dismutase and ascorbate-glutathione cycle enzymes confer drought tolerance of *Amaranthus tricolor*[J]. Scientific reports, 8(1): 16496-16508.
- SEHRISH A, WEI Y, YUAN Y, et al., 2020. Gene expression profiling of reactive oxygen species (ROS) and antioxidant defense system following Sugarcane mosaic virus (SCMV) infection[J]. BMC Plant Biology, 20: 1-12.
- SHARMA P, JHA AB, DUBEY RS, et al., 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions[J]. Journal of Botany, 1: 1-26.
- SHORESH M, HARMAN GE, MASTOURI F., 2010. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents[J]. Annual Review of Phytopathology, 48: 21-43.
- SINGH BN, SINGH A, SINGH SP, et al., 2011. *Trichoderma harzianum*-mediated reprogramming of oxidative stress response in root apoplast of sunflower enhances defence against *Rhizoctonia solani*[J]. European Journal of Plant Pathology, 131: 121-134.
- SINGH BN, SINGH A, SINGH BR, et al., 2014. *Trichoderma harzianum* elicits induced resistance in sunflower challenged by *Rhizoctonia solani*[J]. Journal of Applied Microbiology, 116(3): 654-666.
- SINGH AK, KUMAR A, SINGH R, et al., 2023. Revolutionary role of *Trichoderma* in sustainable plant health management: A review[J]. International Journal of Environment and Climate Change, 13(11): 4203-4217.
- ZEHR A, AAMIR M, DUBEY MK, et al., 2023. Enhanced protection of tomato against *Fusarium* wilt through biopriming with *Trichoderma harzianum*[J]. Journal of King Saud University-Science, 35(2): 102466.
- ZHANG L, CHEN X, WU Y, et al., 2023. Research progress of proline in plant stress resistance[J]. Journal of Jiangnan university (Natural Science Edition), 51(1): 42-51.[张林, 陈翔, 吴宇, 等, 2023. 脯氨酸在植物抗逆中的研究进展[J]. 江汉大学学报(自然科学版), 51(1): 42-51.]
- ZHANG XC, ZHANG H J, LI SB, et al., 2024. Preliminary study on the control effect of *Trichoderma harzianum* EMF910 on the root rot pathogens of *Astragalus membranaceus* in

- Ningxia saline-alkali regions [J]. Microbiology China, 51(10): 4162-4180. [张晓尘, 张红杰, 李生兵, 等, 2024. 哈茨木霉 EMF910 对宁夏盐碱地区黄芪根腐病致病菌的防治作用[J]. 微生物学通报, 51(10): 4162-4180.]
- YANG HT, 2009. *Trichoderma* Classification and Identification[M]. Beijing: China Land Press: 19-59. [杨合同, 2009. 木霉分类与鉴定[M]. 北京: 中国大地出版社: 19-59.]